## 5. Systematik und Biologie der Chermiden.

Von Carl Börner.

(Mit 2 Figuren.)

eingeg. 21. Oktober 1907.

Seit der Entdeckung der Heterogonie und des Wirtswechsels der Chermiden durch Blochmann, Dreyfus und Cholodkovsky[1] sind etwa 20 Jahre vergangen. Die Jahre 1887—1889 bedeuteten einen großen Fortschritt in der Kenntnis der Lebensgeschichte dieser eigenartigen Coniferenläuse. Dreyfus gelang es sogar schon 1889, ein fast vollständiges Bild von der Biologie des vielgenannten *Chermes abietis* L. zu entwerfen, und Cholodkovsky dehnte diese Resultate zur selbigen Zeit auf andre Arten der Gattung aus. Dreyfus stellte seine Theorie der »**Parallelreihen**« auf, wonach die Chermiden nicht nur eine Heterogonie in fünf Einzelgliedern durchlaufen, sondern gewissermaßen fakultativ bei zeitweiliger Unterdrückung des echten heterogenetischen Kreises in geteilten, aber in ein und denselben Entwicklungskreis der Art gehörenden Reihen zu leben vermögen. Diese Anschauung galt noch um 1895, als das klassische Werk von Judeich und Nitsche: »Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde«[2] vollendet wurde.

Seitdem ist von fachwissenschaftlicher Seite die Theorie der Parallelreihen nicht mehr verfochten worden. Cholodkovsky trat 1895—1896 zielbewußt und scheinbar durch vollgültige Beweise gestützt[3], für eine neue Theorie ein, nach der es normal heterogenetische Arten in der Gattung *Chermes* neben rein parthenogenetischen geben soll, die ihrerseits nur in zwei (*Chermes abietis* L., Chldk. und *Ch. lapponicus* Chld.) oder gar nur in einer Generation *Chermes viridanus* Chld.) Jahr für Jahr erscheinen. Zugleich teilte er die Arten in solche, welche auf Fichte und Lärche, Fichte und Weißtanne, Fichte und Kiefer oder je einer von den paarweise genannten Coniferengattungen leben, ohne diese Gruppierung auf Grund einer phylogenetischen Systematik zu prüfen. Überhaupt fällt es auf, wie mit der Vertiefung der biologischen *Chermes*-Forschungen das rein systema-

[1] Die Titel der einschlägigen Arbeiten wolle man in meiner »Monographischen Studie« nachsehen oder in: N. Cholodkovsky, Beiträge zu einer Monographie der Coniferenläuse; Teil I. Horae soc. ent. ross. Bd. 30. 1895.

Besonders wertvoll ist von den vielen Publikationen jener Zeit: L. Dreyfus, Über Phylloxerinen. Wiesbaden, Verlag von J. F. Bergmann. 1889.

[2] Berlin, Verlag von Paul Parey, 1895. 2. Bd. S. 1216—1240.

[3] Vgl. die sub 1 zitierte Arbeit und zudem vor allem noch seine Arbeit: Über den Lebenscyclus der *Chermes*-Arten und die damit verbundenen allgemeinen Fragen: Biol. Centralbl. Bd. 20. 1900.

tische Studium nicht parallel ging, letzteres vielmehr in unverzeihlicher Weise vernachlässigt wurde, so daß schließlich die Biologie zur Herrin der Systematik und Phylogenie wurde. So sind biologische Arten unter den Chermiden entstanden, die durch ihren biologischen Cyclus charakterisiert sind, nicht etwa durch die Anpassung an neue Wirtspflanzen, worauf doch in erster Linie die specifische Gliederung von tierischen und pflanzlichen Parasiten zurückzuführen ist.

Dies ist der Standpunkt, den die *Chermes*-Literatur bis in die jüngste Zeit einnimmt. Ihn zu widerlegen erschien unmöglich, ihn zu prüfen, bei der scheinbaren Klarheit der Beweise Cholodkovskys und seiner Anhänger überflüssig. Und doch war es nicht schwer, das *Chermes*-System des russischen Forschers samt seiner Theorie der parthenogenetischen Arten als eine phylogenetisch-biogenetische Unmöglichkeit durch eine sorgsame Prüfung der Systematik und Biologie der Chermiden zurückzuweisen.

Ich beabsichtige nicht, hier meine Beweisführung anzutreten, die nur an der Hand zahlreicher Abbildungen und langer theoretischer Erörterungen möglich ist. Ich habe sie in meiner in den »Arbeiten aus der Kais. Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft, Bd. 6, Heft 2« erscheinenden »Monographischen Studie über die Chermiden« durchgeführt. Hier möchte ich vielmehr nur über die Hauptresultate meiner Studien referieren, die sich in gleicher Weise auf Systematik und Biologie der Chermiden beziehen. Es sei vorweg bemerkt, daß ich die »Parallelreihen von Dreyfus« in weitestem Umfange habe bestätigen können, daß es biologische Arten im Sinne Cholodkovskys nach den bis jetzt gesammelten Erfahrungen unter den Chermiden **nicht** gibt.

### 1. Das System der Chermiden.

Chermiden und Phylloxeriden bilden bekanntlich die von Dreyfus begründete Familie der Phylloxeridae Dreyfus 1889, die prioritätsrechtlich allerdings wohl in Chermesidae (Passerini) 1867 umzubenennen ist. Die Gattungen *Chermes* L., Htg. und *Phylloxera* B. de Fonsc. sind aber mehr als echte Gattungen; sie sind Sammelgattungen und entsprechen der Kategorie der Unterfamilie. Die Unterschiede der Sexuales, der Fühler und der Flügelhaltung, um nur diese zu nennen, sind tiefgreifender als z. B. die Differenzen der Aphidinae und Lachninae unter den Aphididae. Ich habe deshalb die Subfamilien der Chermesinae m. und Phylloxerinae m. aufgestellt. Die morphologisch ursprünglicheren, biologisch aber höchst entwickelten Chermesinae gliedern sich ihrerseits in folgende natürliche, d. h. morphologisch-phylogenetische Gruppen:

**1.** 6. Abdominalsegment stigmenlos, also Abdominalstigmen mit deutlichen Plättchen nur im 2.—5. Segment; 1. Segment wie bei 1 a mit einem Paar rudimentärer Stigmen.

Imagines: 8. u. 9. Abdominalsegment stets ohne Wachsdrüsen. Kopf- und Thoracaldrüsen mit zusammenhängenden, gerundet-polygonalen Facetten. Hinterflügel mit einer sehr undeutlichen, in spitzem Winkel in die Längsader verlaufenden Querfalte.

Nymphen: 8. und 9. Abdominalsegment stets ohne Wachsdrüsen. Scheitel und Pronotum mit einem längsgeteilten Schilde bedeckt, in das die Seitenaugen mit aufgenommen sind.

Virgines: 8. und 9. Abdominalsegment stets ohne Wachsdrüsen. Junglarven mit Ausnahme der Fundatrix weichhäutig, ohne stärker chitinisierte Rückenplatten [bei der Virgo und Cellaris sehr ähnlich gebaut]; Wachsdrüsen nach dem Vorderende des Körpers zu deutlicher als hinten, jedoch nur mangelhaft entwickelt. Dies Verhältnis bleibt in den folgenden Stadien bestehen. Auch ist es charakteristisch, daß die Anordnung der dorsalen Wachsdrüsen in 3 + 3 Längsreihen mit zunehmendem Alter in der Regel verloren geht, indem sekundäre Aufteilungen der Spinal-, Pleural- und Marginaldrüsen stattfinden, die am großartigsten bei der Fundatrix durchgeführt sind. Im 3. Stadium sind Kopf und Prothorax wie bei Nymphen von einem Schildpaar, im 4. Stadium von einem einheitlichen, nahtlosen Schilde bedeckt. Virgo hiemalis (= Emigrans) und Virgo aestivalis (= Exsul) nicht wesentlich differenziert, die echte Aestivalis nur im Fühlerbau von der typischen Virgo unterschieden.

Gattung ***Pineus*** Shimer 1869, emend. CB. 1907.

Typus: *Chermes strobi* (Htg.) 1837.

**1a.** 6. Abdominalsegment mit Stigmen, also 5 abdominale Stigmenpaare mit deutlichen Stigmenplatten.

Imagines: 8. oder 8. und 9. Abdominalsegment mit Wachsdrüsen. Kopf und Thoracaldrüsen wenigstens partiell nicht mit gerundet-polygonalen Facetten.

Nymphen: Kopf und Prothorax mit getrennten Rückenplatten.

Virgines: Meist 8. oder 8. u. 9. Abdominalsegment, wenn sie nicht ganz fehlen, mit Rückendrüsen. Winter-Junglarven (der Hiemalis und Fundatrix) mit stärker chitinisierten Rückenplatten. Sommer-Junglarven (der Aestivalis und Cellaris) weichhäutig. Wachsdrüsen, wenn vorhanden, im allgemeinen (abgesehen von den Cellaren) gegen das Körperende deutlicher werdend als am Kopfende. Rückenplatten vom Mesonotum bis zum 5. oder 6. Ab-

dominaltergit stets in 3 + 3 Längsreihen angeordnet, sofern keine Verschmelzungen vorliegen; sehr selten Platten und Drüsen der Spinal- oder Pleuralreihe sekundär zweiteilig (*Dreyfusia*: Virgo). Meist bleiben nach der 1. Häutung Kopf- und Vorderbrustplatten isoliert, selten verschmelzen sie ähnlich wie bei 1 in eine, dann aber durch Nähte deutlich noch als mehrteilig zu erkennende Platte (*Dreyfusia*: Virgo). Hiemalis und Aestivalis sind streng differenziert . . . . . **2.**

**2.** Imagines mit partiell isolierten Facetten der Kopf- und Thoraxdrüsen. Hinterflügel mit deutlicher, spitzwinkelig von der Längsader abgehender Querader. Hiemalis-Junglarve mit einheitlichem Kopfvorderbrustschild. Fundatrix-Junglarve mit Rückendrüsen, deren centrale »Pore« cylindrische Wachsröhren ausscheidet.

Gattung ***Cnaphalodes*** Macq., emend. Amyot-Serville 1843, CB. 1907.

Typus: *Chermes strobilobius* Kalt.

**2a.** Kopf- und Thoracaldrüsen der Imagines, oder wenn erstere fehlen, die letzteren mit wenigstens teilweise verschmolzenen, d. h. nicht gegenseitig begrenzten Facetten, so daß wenigstens ein Teil des Drüsenfeldes einheitlich von zahllosen Wachskanälchen durchsetzt ist. Hinterflügel mit etwa rechtwinkelig von der Längsader abgehender Querader. Hiemalis-Junglarve mit getrennten Kopfvorderbrustplatten. Fundatrix-Junglarve nicht mit »Wachsröhren« ausscheidenden »Poren«.

Gattung ***Chermes*** L. 1758, CB. 1907.

Typus: *Chermes abietis* L. 1758, Kalt. 1843.

**a.** Hiemalis-Junglarve mit Pleuraldrüsen. Rückenplatte des Kopfes und der Vorderbrust bleiben bei den Hiemalismüttern isoliert. Anscheinend werden alle Aestivalis-Junglarven zu Sexuparen. Leben auf Lärche und Fichte.

Untergattung *Chermes* s. str.

Typus der Gattung.

**b.** Hiemalis-Junglarve ohne Pleuraldrüsen, also nur mit Spinal- und Marginaldrüsen. Rückenplatten des Kopfes und der Vorderbrust bilden bei den Hiemalis- und Aestivalismüttern ein mehrteiliges Schild. Aestivalis-Junglarven werden z. T. zu Aestivalismüttern, z. T. zu Sexuparen. Leben auf Weißtanne und Fichte.

Untergattung *Dreyfusia* CB. 1907.

Typus: *Chermes piceae* Ratz. 1843.

Nach diesem System verteilen sich die europäischen Chermidenarten folgendermaßen:

Gattung ***Pineus.***

1) ***pini*** (Koch) = *orientalis* Dreyfus.
2) ***strobi*** (Htg.) = *pinicorticis* Fitch, *pinifoliae* Fitch.
3) ***pineoides*** (Chldk.) = *pini* var. *pineoides* Chldk., *strobi* Dreyfus a. p.
4) ***sibiricus*** (Chldk.) = *cembrae* Chldk., nom. nud.
5) (?) ***viridanus*** (Chldk.).

Gattung ***Cnaphalodes.***

6) ***strobilobius*** (Kalt.) = *coccineus* Ratz., + *lapponicus* Chldk.
7) ***affinis*** CB. n. sp. 1907.

Gattung ***Chermes.***

Untergattung *Chermes* s. str.

8) ***abietis*** L., Kalt., Dreyfus = *laricis* Htg. (nec Macquart!) usw. + *viridis* Ratz., Chldk.

Untergattung *Dreyfusia.*

9) ***piceae*** Ratz., Nüßlin = *nordmannianae* Eckstein, + var. *bourieri* Chldk.
10) ***pectinatae*** Chldk. = *coccineus* Chldk., nec Ratz.!
11) ***funitectus*** Dreyfus.

Hinzu kommen noch als vorläufig unsicher zu *Pineus*: *laevis* (Maskell) [= *Chermaphis pini* var. *laeris* Maskell 1885] von Neuseeland; vielleicht zu *Dreyfusia*: *abietis-piceae* Stebbing vom Himalaya; vielleicht zu *Chermes* s. str.: *abieticolens* Thomas und *laricifoliae* Fitch aus Nordamerika. Die von Gillette in Colorado entdeckte, auf Pseudotsuga douglasi und Picea pungens lebende Chermide dürfte dahingegen nach den kurzen Notizen, die Cholodkovsky[4] darüber publiziert hat, vielleicht eine neue Gattung oder doch Untergattung repräsentieren.

Von den oben aufgezählten mitteleuropäischen Arten ist *Pineus pineoides* so nahe mit *strobi* verwandt, daß er besser als eine Varietät dieser Art aufgefaßt wird. Da es mir indes bisher nicht gelungen ist, *pineoides* auf der Weymouth-Kiefer anzusiedeln, und es bei der Polymorphie der Chermiden ratsam ist, möglichst nicht Varietäten, sondern vorläufig lieber weniger sichere »Arten« zu unterscheiden, habe ich beide Formen einstweilen nebeneinander bestehen lassen. *Cnaphalodes affinis* ist dagegen von *strobilobius* in der Fundatrix-Generation gut zu unterscheiden, in weiteren Generationen aber leider noch nicht bekannt geworden.

[4] Die Coniferen-Läuse *Chermes*, Feinde der Nadelhölzer. Berlin, Verlag von R. Friedländer & Sohn. 1907.

Alle andern Arten sind sehr leicht kenntlich, und es ist geradezu unverständlich, wie beispielsweise die Trennung der *Pineus*-Arten, namentlich von *pini* und *strobi*, seither trotz der Vorarbeiten von Dreyfus nicht streng durchgeführt war. Die *Pineus*-Arten sind überhaupt höchst interessant, weil sie uns klar beweisen, wie die Anpassung an verschiedene Wirtspflanzen (*pini* auf Pinus silvestris und verwandten Arten, *strobi* auf P. strobus, *sibiricus* auf P. cembra, ? *viridanus* auf Larix europaea) artbildend gewirkt hat. *Viridanus* ist eine höchst problematische Art, die ich wegen des Wachskleides der Nymphen (Sexupara-Generation), der Weichhäutigkeit der Junglarven (Virgo), wegen ihres typischen Rindenlebens usw. einstweilen in der Gattung *Pineus* aufgenommen habe. Da ich sie selbst nicht untersuchen konnte, bleibt ihrem Entdecker die Bestätigung oder Negierung meiner Annahme vorbehalten. Mit *Chermes abietis-viridis* hat sie — wenn Cholodkovskys Beschreibungen[5] zuverlässig sind — verwandtschaftlich ganz und gar nichts zu tun, und es kann überhaupt nicht genug betont werden, daß die Biologie dieser Art voller Unklarheiten und Widersprüche ist. Ich vermag in ihr auch biologisch nur einen typischen *Pineus* zu erkennen, worüber man das Nähere in meiner Arbeit nachlesen möge. Bei sorgfältigem Studium dieser Art wird sich meine Vermutung gewiß bestätigen; die theoretische Bedeutung, die Cholodkovsky ihr beimißt, gebührt ihr nach den Mitteilungen ihres Entdeckers keineswegs.

Das Verhältnis von *piceae* Ratz., *pectinatae* Chldk. und *funitectus* Dreyfus ist mir leider noch nicht klar; für mich ist indes so viel sicher, daß die Art Ratzeburgs eine schädliche Art auf der Edel- (und Nordmanns-) Tanne war, und als solche kommt wohl nur Nüßlins[6] *Chermes piceae* in Frage, eine Form, die Cholodkovsky[4] ohne Beweis mit dem *funitectus* Dreyfus identifiziert hat. Die letzte Art habe ich nicht untersucht; Cholodkovskys var. *bourieri* ist aber eine Hungerform, günstigenfalls eine Varietät des Nüßlinschen *Chermes piceae* Ratz.

In meiner Arbeit habe ich morphologische Bestimmungstabellen für die Hauptstadien aller parthenogenetischen Generationen der Chermidenarten gegeben: für die Junglarven, Larvenmütter, Nymphen und Fliegen, habe aber die Sexuales speziell-morphologisch leider noch nicht durcharbeiten können, da sie in meiner Materialsammlung noch zu dürftig vertreten sind. Diese in der ganzen Gruppe ziemlich einförmig auftretenden Generationen werde ich in einem Nachtrage behandeln.

[5] Vgl. »Über den biologischen Cyclus des *Chermes viridanus*«. Revue Russe d'Entomologie Bd. 2. 1902.

[6] Die Biologie von *Chermes piceae* Ratz. Naturw. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. Bd. II. Heft 1 u. 2. 1903.

## 2. Heterogonie und Polycyklie der Chermiden.

Die augenblicklich herrschende Ansicht geht, wie bereits bemerkt, dahin, daß es Chermiden gibt, die sich von der Heterogonie emanzipiert haben, die sich also nur parthenogenetisch und überdies auf einer einzigen Wirtsconifere fortpflanzen, ohne daß es dabei zur Entwicklung der Sexuales käme. Solche Arten sind nach Cholodkovsky und und seinen Anhängern: *Chermes abietis* Kalt., Chldk.; *Chermes lapponicus* Chldk. mit seiner frühen und späten Varietät; *Chermes viridanus* Chldk.; *Chermes pini* var. *pineoides* Chldk.

Es war wichtig, diese Arten biologisch nachzuuntersuchen, da die Beschreibungen und Experimente, auf die sich Cholodkovsky stützt, wenig genau zu sein schienen. Es hat sich denn auch herausgestellt, daß es weder einen *Chermes abietis* Chldk. noch einen *Chermes lapponicus* Chldk. gibt, daß auch *Chermes viridanus* und var. *pineoides* eine ganz andre Interpretation finden müssen, als Cholodkovsky sie ihnen gegeben hat[7].

Cholodkovsky beginnt mit *Chermes abietis-viridis* und *strobilobius-lapponicus*, ich halte diese hingegen für die jüngsten Zweige des Chermidenphylums. Wir müssen die *Pineus*-Arten als die biologisch tiefste Stufe zum Ausgangspunkt unsrer biologischen Untersuchungen machen. Wir müssen noch weiter zurückgehen und uns in der Theorie die Phylogenese der Aphiden-Polymorphie und -Heterogonie stufenweise entwickeln, um die einzelnen, bei den höchsten Chermiden auf das strengste biologisch und morphologisch fixierten Generationen in ihrer gesetzmäßigen Folge verstehen zu können. Versäumen wir dies, wie es bisher in der Tat geschehen war, so können wir die Chermiden-Polycyklie nicht als Gesetz erkennen, es bleibt die Möglichkeit einer unbeschränkten Willkür in der Verbindung der mannigfachen Generationen bestehen. Verfolgen wir hingegen, vom monomorphen Stadium der typischen bigamen Insekten ausgehend, durch ein bimorphes und trimorphes Stadium zunächst zum tetramorphen Stadium emporsteigend, die Phylogenese des Aphiden-Polymorphismus, so ist es hernach ein leichtes, die Kette der Generationen Glied um Glied bis zur Heptamorphie der Gattung *Cnaphalodes* zu vermehren. Tetramorph sind gewissermaßen die Aphidinae, indem wir bei ihnen außer den Virgines noch Sexuparae, Sexuales und geflügelte Virgoparen unterscheiden, während Fundatrix und Virgo ursprünglich noch zusammenfallen. Die Pentamorphie wird gegeben, wenn sich die aus dem befruchteten

[7] Vgl. u. a. auch des Autors: Aphidologische Mitteilungen, Nr. 19. Zool. Anz. Bd. 26. 1903.

(Winter-) Ei stammende Fundatrix auch äußerlich vor der parthenogenetisch entstandenen Virgo kennzeichnet, was sie ihrer Entstehung nach ja schon in der Tetramorphie vollendet hat. In jeder Polymorphie ist aber eine Generation zugleich der Latenzzustand der andern Generationen. Die specifische Qualität summiert sich nicht nur je um ein Glied, sondern sie wird auch in einer ganz bestimmten Gliedfolge festgelegt. So entstehen Gruppenmerkmale, die an sich kein Specificum sind und nicht im Sinne einer speziellen Variation mutiert werden können. Wo auch überall wir neue Formen sich bilden sehen, nirgends weichen sie von der Hauptrichtung ihrer Sippe ab, stets handelt es sich zunächst um specifische, höchstens generelle Charaktere. Denken wir uns aber den absoluten Verlust einer bigamen Generation unter heterogenetischen Formen, so hätte sich damit diese neue Form durch Abänderung eines Grundmerkmales fast aller Tiere differenziert, ohne — wie in dem gegebenen Falle — dabei neue specifische Merkmale zu erwerben. Eine solche Annahme muß aber durch langjährige, vollgültige Zuchtexperimente bewiesen werden, sofern irgend eine Beobachtung sie nahegelegt hat, und diese ist uns die Schule Cholodkovskys schuldig geblieben. Wie kann überhaupt die Parthenogenese neue Arten hervorbringen, da sie doch die **Vorbedingung** einer organischen Entwicklung ganz ebensogut ist wie die normale bisexuelle Fortpflanzung? **Durch** Fortpflanzung entsteht keine neue Form, sondern **während** derselben, also auch während der Parthenogenese. Und in diesem Sinne steht allerdings die Parthenogenese der Bigamie voran, indem sich neue Merkmale eines einzigen Individuums in der Folge einiger parthenogenetischen Generationen schon fixiert haben können, ehe die bisexuelle Fortpflanzung mit ihrer alle Gegensätze ausgleichenden Kraft einsetzt. Diese Erklärung entzieht aber den Cholodkovskyschen biologisch-parthenogenetischen Arten jede innere Begründung.

---

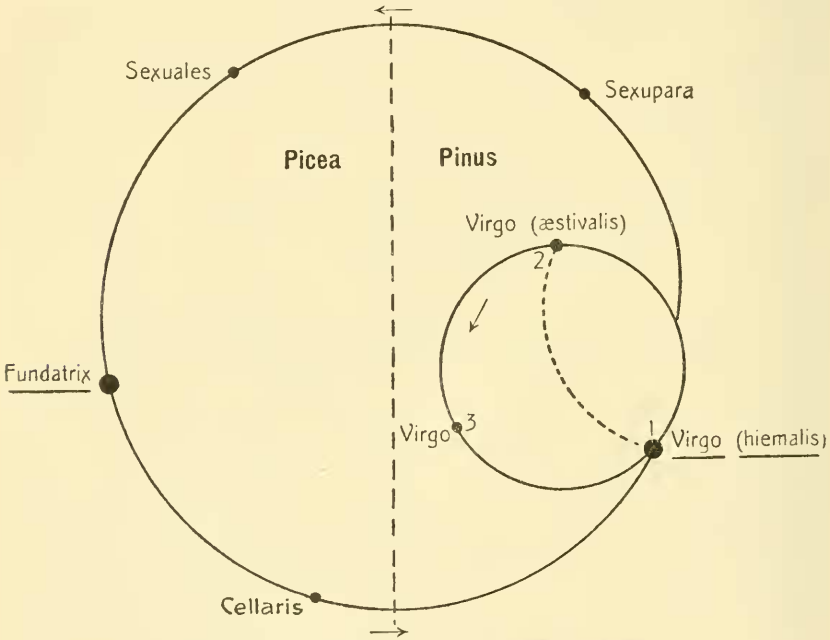
Ich gehe nunmehr zur Schilderung der normalen *Pineus*-Biologie über, wie ich sie im Laufe meiner Studien ermittelt habe. Als Beispiel wähle ich *Pineus pini* (L.).

Auf der heimischen Kiefer (und einigen verwandten Arten) wachsen im Frühling die überwinterten Virgines heran und legen bei typischer Wachsbildung ihre nicht sehr zahlreichen Eier ab. Aus diesen schlüpfen Junglarven, die ihren mütterlichen Junglarven vollkommen gleichen, sich teils zu Virgines, teils aber zu Sexuparen entwickeln, die zur Fichte (Picea excelsa und orientalis) fliegen, um dort ihre Sexualis-Eier

abzulegen. Die auf der Kiefer verbliebenen Virgines sind ihren Müttern äußerst ähnlich, gar nicht oder nur durch den Bau der dreigliedrig bleibenden Fühler von diesen (deren Fühlergeißelglied mit dem 2. Schaftgliede teilweise oder ganz verwächst) unterschieden. Sie legen Eier, aus denen noch im selben Sommer abermals Virgines werden, die ihren Großmüttern auch im Fühlerbau gleichen, jedoch meist kleiner bleiben und weniger fruchtbar sind, als die beiden vorhergehenden Generationen. Es ist nicht wahrscheinlich, aber immerhin möglich, daß einige der Nachkommen der 1. Sommergeneration erst im folgenden Frühling reifen, doch habe ich dies nicht sicher feststellen können. Die Nachkommen der 2. Sommergeneration wachsen dagegen in der Regel erst nach der Überwinterung wieder zu kräftigen Virgomüttern heran. Die einzelnen Generationen dehnen ihr Dasein auf ziemliche Zeit aus, so daß man es leicht mit noch mehr solcher Virgogenerationen zu tun zu haben glaubt, was aber in Deutschland in der freien Natur nur selten eintreten dürfte. Das Wichtige ist, daß es bei *Pineus pini* und den übrigen Arten der Gattung nur ein einförmiges Virgovolk gibt, in dem sich nur die Geschwister der geflügelten Sexuparen unauffällig durch den Fühlerbau auszeichnen und sich dadurch als im ersten Entstehen fixierte Sommerläuse (Virgines aestivales) charakterisieren. — Die oben erwähnten Sexuparen bringen auf der heimischen oder lieber noch auf der orientalischen Rottanne die Sexuales hervor, welche durch Bigamie die im nächsten Jahre auswachsende Gallenmutter, die Fundatrix, erzeugen. Die Fortpflanzung der Sexuales hat auf der heimischen Rottanne bei uns nur sehr selten Erfolg, auf der orientalischen Tanne dagegen fast regelmäßig, was möglicherweise damit zusammenhängt, daß *Pineus pini* mit der Picea orientalis gleichbeheimatet ist. *Pini*-Gallen, die den *sibiricus*-Gallen täuschend ähnlich sind, habe ich 1905 auf einer Picea excelsa des Dahlemer Versuchsfeldes der Kais. Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft in großer Zahl gesammelt, 1906 ihrer dagegen nur ein halbes Dutzend, während ich an andern Orten der Berliner Umgegend (und zwar bei gänzlichem Fehlen von orientalischen Fichten) wohl vereinzelt die fast erwachsenen *pini*-Fundatricen, aber später keine Gallen fand. Durch Zucht habe ich den Nachweis erbringen können, daß *Pineus pini* mit *Chermes orientalis* Dreyfus specifisch identisch ist, daß der *Chermes orientalis* die Gallenform der Kiefernlaus ist. — Die Gallenläuse (Cellares) wandern ausnahmslos zur Kiefer zurück, sie sind sämtlich diöcisch und schließen den zweijährigen heterogenetischen Cyclus der Art.

Ganz ebenso verhält sich biologisch *Pineus sibiricus* (Choldk.),

dessen Gallen ich bei Berlin noch nicht entdecken konnte. *Pineus strobi* macht es beiden Arten ebenfalls gleich, nur ist ihm bisher in Deutschland nach den vorliegenden Beobachtungen die Gallenbildung noch nicht gelungen, für die mutmaßlich die Weißfichte (Picea alba) in Frage kommen dürfte. Sexuparen entwickelt die Art ganz entsprechend wie *pini* und *sibiricus*, doch gehen diese oder deren Eier wohl stets bei uns zugrunde. *Pineus pineoides* ist bis jetzt nur als Virgovolk beobachtet worden, und das Fehlen von Sexuparen ist mit seiner für einen *Pineus* ganz abnormen Lebensweise an der alten Rinde von Fichten in Zusammenhang zu bringen. Gelingt es *pineoides*, ein Rindenleben an den Jungtrieben der Rottannen nach Art seiner Kiefern- und Lärchen-




Biologisches Schema von *Pineus pini-sibiricus*.

verwandten zu führen, wird er jedenfalls wieder Sexuparen hervorbringen. *Pineus* (?) *viridanus* endlich reiht sich, wenn man die von Cholodkovsky mitgeteilten, sehr lückenhaften Daten richtig interpretiert, in das *Pineus*-Schema ein, das graphisch wie in nebenstehender Figur darzustellen ist. Ich rekapituliere als Charakteristikum der Gattung *Pineus*: 1) Nur unauffällige Differenzierung der Geschwister der Sexuparen als Sommerläuse innerhalb des Virgovolkes; 2) Fehlen monöcischer Cellaren, d. h. Entstehung der Gallen nur durch Vermittlung der Sexuales und Sexuparen; 3) Erzeugung von Gallen mit stets unverwachsenen

Einzelschilden, gegenüber den durch die Gattungen *Cnaphalodes* und *Chermes* s. str. hervorgerufenen Gallen mit teilweise oder ganz verwachsenen Einzelschilden[8]. Diese Merkmale beweisen die archaistische Stellung der Gattung *Pineus* gegenüber den andern Chermiden.

Cholodkovsky will neben den Sexuparen geflügelte Virgoparen bei *Pineus pini* beobachtet haben[7], auch würden so seine *viridanus*-Fliegen zu deuten sein. Aber alles, was er darüber mitteilt, kennzeichnet diese Fliegen als die echten Gallenfliegen (Cellaren), deren Herkunft er sich vergeblich festzustellen bemüht haben dürfte. Nach meinen Erfahrungen gibt es bei Chermiden keine geflügelten Virgoparen als Geschwister der Sexuparen, auch kommt dies sonst bei Aphiden nicht vor. —

Der wichtigste Schritt zur Komplikation der *Chermes*-Biologie liegt nun darin, daß sich die Sommerläuse streng differenzieren und den Winterläusen im Virgovolk an die Seite treten. Die Aestivales sind zunächst die Geschwister der Sexuparen und entstammen **mit diesen aus gleicher Anlage** von den Hiemalismüttern, indem sie selbst wieder Hiemales erzeugen (*Dreyfusia*). Später lernten sie es, wie ihre Hiemalismutter ihrerseits Hiemales und wieder Aestivales zu erzeugen (*Cnaphalodes*), oder sie gingen restlos in die Sexuparen auf (*Chermes* s. str.). Den Winterläusen ist die Winterruhe zur Notwendigkeit geworden, während die Sommerläuse unfähig sind, einen Winter zu überdauern; die Sommerläuse sind also lediglich zur Vermehrung der Virgovölker während des Sommers und durch Hiemales bestimmt und durch die Fähigkeit ausgezeichnet, in der 1. Generation zu Sexuparen werden zu können. So erklärt es sich auch, daß es zwischen Sexuparen und den Aestivalen gelegentlich Zwischenstufen gibt. —

Der letzte Schritt endlich ist die Trennung der Gallenvölker in die ursprünglichen diöcischen und in monöcische, welche in der Folge wieder Gallen hervorzurufen imstande sind, d. h. Fundatrices und nicht Hiemales erzeugen. Dieses letzte Stadium haben *Chermes* s. str. und *Cnaphalodes* gegenseitig un-

[8] Beiläufig möchte ich hier bemerken, daß es mir gelungen ist, die *Picea-Chermes*-Galle als Rindenwucherung mit den durch *Chermes piceae* hervorgerufenen Rindengeschwulsten verschiedener *Abies*-Arten zu homologisieren. Die in der Literatur allgemein verbreitete und anscheinend noch nie widerlegte Ansicht, daß die *Chermes*-Galle durch Verbildung der jungen Nadeln entstünde, also eine Nadel- oder Blattgalle sei, ist nicht richtig. Die Gallenläuse der Chermiden sind echte Rindensauger, wie es in der Gattung *Pineus* zudem das ganze Virgovolk samt den zu Sexuparen werdenden Individuen ist. Das Rindenleben ist bei den Chermiden wahrscheinlich ursprünglicher, als das mit der Anpassung an Lärche und Weißtanne entstanden zu denkende Nadelleben gewisser Generationen.

abhängig erreicht. Genau wie Aestivalen und Sexuparen entwickeln sich **diöcische und monöcische Cellaren aus einerlei Anlage**, und wie dort bei der Differenzierung die Witterung eine wesentliche Rolle spielt, so wahrscheinlich auch bei den Gallenbewohnern. Ich habe beiderlei Cellaren bei *Chermes abietis* und *Cnaphalodes strobilobius* in derselben Galle angetroffen, auch wenn diese nur von einer Gallenmutter bevölkert worden war. Monöcische und diöcische Cellaren sind zwei getrennte Formen, die sich gegenseitig — wenn sie rein ausgeprägt sind — **nicht** vertauschen können, aber sie sind Kinder derselben Gallenmutter, Formen der gleichen Art, Parallelglieder im Sinne von Dreyfus. Die monöcischen Cellaren sind die parthenogenetischen Arten von Cholodkovsky: *abietis* und *lapponicus*. Für Einzelheiten muß ich auf meine Arbeit verweisen, wo auch die Beweisführung nachzulesen ist. Daß es Cholodkovsky gelungen ist, beiderlei Gallenfliegen biologisch scharf zu trennen, bleibt sein Verdienst, aber es ist zu bedauern, daß er beider Herkunft aus der gleichen Anlage nicht erkannt hat.

Der Vollständigkeit halber gebe ich hier noch das biologische Schema der häufigsten, aber bis heute am ungenauesten untersuchten Lärchenart: *Cnaphalodes strobilobius*.

Zu Beginn des Frühlings wachsen die Hiemales an den jüngeren Zweigen und Knospen der Lärche heran, sie legen Eier, aus denen in der Mehrzahl Aestivales, dagegen weniger Hiemales ausschlüpfen, welch' letztere nach meinen Beobachtungen erst im folgenden Jahre heranwachsen; diese schließen somit den einjährigen Hiemaliscyclus.

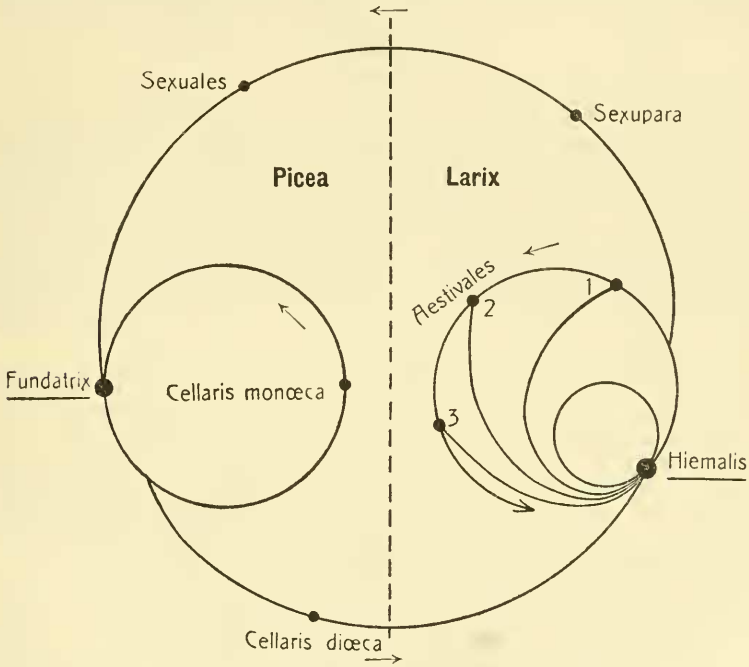
Die Aestivales entwickeln sich in der Regel auf den Lärchennadeln. Sie werden teils zu Sexuparen, teils zu Aestivalismüttern. Die letzteren legen weit weniger Eier als ihre Mütter, aber ebenfalls Hiemalis- und Aestivalis-Eier, und so geht es fort, solange der Sommer währt, doch nimmt schon bei der ersten Aestivalis-Generation der Prozentsatz der Hiemalis-Eier wesentlich zu, bis im Herbst wohl nur noch Hiemales geboren werden.

Die Sexuparen erzeugen auf einer Fichte die Sexuales, diese durch Amphigonie die Fundatrix, deren Nachkommen sich im folgenden Jahre bei der 1. Häutung in diöcische und monöcische Gallenläuse gliedern und damit zwei ganz verschiedene Entwicklungswege beschreiten. Die diöcischen Cellaren reifen im Juni, fliegen zur Lärche zurück und pflanzen sich durch Hiemales fort. Die monöcischen reifen erst im August oder September, bleiben auf Fichten und pflanzen sich durch Fundatricen fort.

So greifen im ganzen nicht weniger als 4 Hauptkreise

von Generationen ineinander, die am Hiemalis- und Fundatrix-Knoten ineinander übergehen: eine Polycyklie, wie sie so großartig von keinem andern Wesen wieder erreicht worden ist. Das beistehende Schema bringt sie in anschaulicher Weise zum Ausdruck.

Alle Generationen sind morphologisch fixiert, ihrer keine vermag sich anders, als wie es das Schema durch die Pfeilrichtung angibt, fortzupflanzen. Die Cellaris monoeca ist Cholodkovskys *Chermes lapponicus tardus* Dreyfus, die Cellaris dioeca sein *lapponicus praecox*, samt seiner Gallenfliege des *strobilobius*,




Biologisches Schema von *Cnaphalodes strobilobius*.

die beide identisch sein müssen; dem *lapponicus praecox* Chldk. wird irgend ein Beobachtungsfehler zugrunde liegen, da er mir doch wohl einmal hätte begegnen müssen, während ich alle andern Formen reichlich beobachten konnte.

Die Fortpflanzung der Hiemalismütter durch Aestivalis- und Hiemalis-Eier habe ich bei *Cnaphalodes*, *Dreyfusia* und *Chermes* s. str. sicher festgestellt. Bei *Chermes abietis* L., dem bis jetzt allein sicher bekannten Vertreter dieser Untergattung, kannte man vor mir kein sich selbst erhaltendes Virgovolk, vielmehr sollte sich diese Art, soweit man sie *Chermes viridis* Ratz., Chldk. nannte, rein heterogenetisch in mono-

cyclischer Diöcie entwickeln. In der Tat gibt es aber keine einzige *Chermes*-Art, bei der das Stammvolk nicht parthenogenetisch sich längere oder gar unbegrenzte Zeit zu regenerieren vermöchte. Damit komme ich zur Besprechung des Wirtswechsels selbst,

### 3. der Relation der Wirtsconiferen.

Nach dem Vorgange von Blochmann hat man ohne nähere Prüfung die Gallenpflanze als den ursprünglichen Wirt, die andre Nadelholzart als »Zwischenpflanze« hingenommen. Nur Cholodkovsky hat einmal diese Ansicht durch Beweise zu stützen versucht.

Ich selbst kam während meiner Studien zu dem gerade entgegengesetzten Resultat, daß die Gallenpflanze der zweite, die »Zwischenpflanze« dagegen der ursprüngliche Wirt bei Chermiden und auch bei andern diöcischen Blattläusen sein muß.

Es fiel mir auf, daß die Virgovölker gewisser *Pineus*-Arten und der *Dreyfusia piceae* stets wieder Sexuparen erzeugen, ohne in Deutschland jemals mit Erfolg die Sexuales zur Fortpflanzung zu bringen. Sie erhalten sich in sich selbst, sie sind die Quelle der Sexuales, welche ohne die Virgines undenkbar sind, welche niemals innerhalb der monöcischen Gallencyclen entstehen. Es mußte das umgekehrte Verhältnis der Läusevölker obwalten, es mußte die Diöcie ihren Ausgang von den Sexuparen genommen haben.

Als ich diesen Gedankengang weiter verfolgte, erklärte sich zugleich die specifische Gliederung der Chermiden durch Anpassung an verschiedene Nahrungspflanzen, ganz wie sich auch sonst die Aphiden und Coccidenals Parasiten bestimmter Pflanzen differenziert haben müssen. Umgekehrt ist es doch unmöglich, die Artengliederung der Chermiden auf ihre gemeinsame Gallenpflanze zu verlegen. Vielmehr ist es einzig denkbar, daß alle Chermiden auf die Fichte zur Gallenbildung wandern, weil ihr gemeinsamer Ahne dies zum Gesetz fixiert hatte; er hatte es so getan, und folglich tun es seine Kinder und Enkelkinder ihm darin gleich, wenn sie sich auch späterhin auf andern Nadelhölzern angesiedelt haben. Seine Sexuparen müssen sich bei Entstehung der Diöcie an die Fichte angepaßt und damit die Fundatrix zur Gallenmutter haben werden lassen, da sonst umgekehrt die Virgines auf der gleichen Pflanze leben und einander ähnlicher sein müßten, als es in der Tat die Gallenvölker sind, wenn die Diöcie durch die virgoparen Fliegen, die jetzigen Gallenfliegen, vermittelt worden wäre.

Ganz entsprechend liegen die Verhältnisse bei den Pemphiginen, nur daß es hier begreiflicherweise zu weiterer Anpassung auch der Sexuparafliege an verschiedenartige Gallenpflanzen gekommen ist.

Ich nenne deshalb ganz allgemein diejenige Pflanze den »ursprünglichen Wirt«, auf der die Sexuparen entstehen (so daß auf ihr zugleich die Sexuales selbst differenziert werden) — den »Zwischenwirt« dagegen jene andre Pflanze, auf der die Sexuales geboren werden und durch Vermittlung der Gallenmutter (Fundatrices) die zum Stammvolke zurückfliegenden Gallenläuse (Virgoparen — Cellaren) erzeugen.

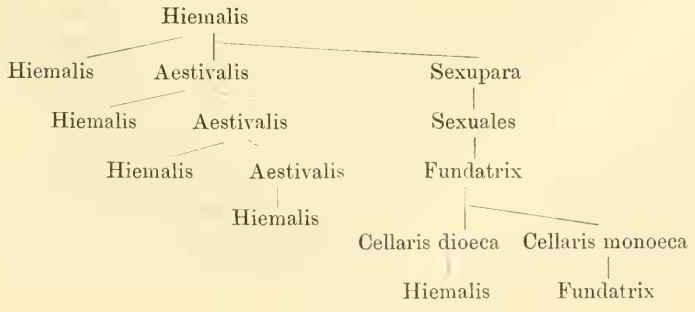
Wir müssen streng unterscheiden zwischen der Phylogenie der Species und Gattungen und der Phylogenie des Polymorphismus und der Diöcie, zwei Erscheinungen, die voneinander unabhängig sind, obschon sie natürlich einander parallel gehen.

### 4. Terminologie.

Man wird es mir hoffentlich nicht verargen, daß ich die Terminologie meiner Vorgänger nicht unverändert übernommen habe. Bei der jetzt durchgefürten Umkehrung der Migrationsrichtung wurden Namen wie Migrantes alatae, Exsul, Emigrans u. a. bedeutungslos, so daß sie notwendigerweise abgeändert werden mußten. Ich schaltete deshalb die Migration bei der Namengebung überhaupt aus und kam schließlich zu folgender Terminologie, für welche ich die gut gewählten alten Generationsnamen (2—4) unverändert beibehielt:

1) Stammvolk — Virgines:
   a. Winterläuse — Hiemales;
   b. Sommerläuse — Aestivales.
2) Träger der bigamen Generation — Sexuparen.
3) Bigame Generation, ♂ und ♀ — Sexuales.
4) Gallenmutter — Fundatrix.
5) Gallenläuse — Cellares:
   a. zweihäusige (d. h. von der Fichte zur ursprünglichen Wirtsconifere fliegende) — dioecae;
   b. einhäusige (d. h. auf der Fichte verbleibende) — monoecae.

Gruppiere ich die Termini in der seither geübten Weise, so ergibt sich für die Biologie von *Cnaphalodes strobilobius* folgendes Schema:



Ich schließe mit dem Satze, daß unsre künftigen Zuchtversuche nicht die Auffindung biologischer Arten durch gesteigerte Parthenogenese zu bezwecken haben, sondern ganz im Gegenteil durch Abänderung vor allem der klimatischen Lebensbedingungen die Heterogonie wieder zur Erscheinung zu bringen bei Arten, die man bisher nur in parthenogenetischen Generationen kennen gelernt hat.

St. Julien, bei Metz, den 18. Oktober 1907.

## 6. Sind die Chaetognathen als Mollusken aufzufassen?

Von Joh. Thiele, Berlin.

eingeg. 23. Oktober 1907.

Mr. R. T. Günther hat in einem Aufsatz: The Chaetognatha, or primitive Mollusca. Quart. Journ. micr. Sci. n. ser. vol. 51 und in einer kleinen Mitteilung (Die Stellung der Chaetognathen im System) in dieser Zeitschrift (Bd. 32. S. 71) neuerdings die Meinung geäußert, die Chaetognathen würden ihren richtigen Platz im zoologischen System an der Seite der Cephalopoden erhalten, indem beide Gruppen als Nectomalacia allen übrigen Mollusken — einschließlich der Solenogastren —, die als Herpetomalacia bezeichnet werden, gegenübergestellt würden. Dabei meint er abwechselnd Beziehungen der Chaetognathen zu Cephalopoden und zu Solenogastren feststellen zu können, gelegentlich auch zu Pteropoden, wie die Kieferhaken von *Clio*, die er den Greifhaken der Chaetognathen an die Seite stellt. Daß manche Gründe, die Günther anführt, ganz wertlos sind, liegt auf der Hand, so die ursprüngliche bilaterale Symmetrie der Mollusken, das Fehlen einer Segmentierung, die wurmförmige Gestalt, der gerade Darm, das Fehlen einer Radula, der Hermaphroditismus, sicher stehen diese Gründe gerade im Gegensatz zu einer Verwandtschaft der Chaetognathen zu den Cephalopoden, während eine Homologie der Kopfkappe mit den Armen, der Flossen, des Kopfskeletes beider Gruppen mehr als zweifelhaft ist.

Ein solcher Vergleich des Nervensystems von *Nautilus* und Chaetognathen, wie ihn Günther (S. 370) anstellt, ist ganz verwerflich, denn das Bauchganglion der letzteren kann nur dem Bauchmark der Anneliden usw. und den ventralen Nervenstämmen von Solenogastren und Rhipidoglossen homologisiert werden, somit den Pedalganglien höherer Mollusken, nicht dem Viceralganglion, das eine besondere Erwerbung der Conchiferen (echten Mollusken) darstellt, infolge der Ausbildung der Kiemen und Mantellappen. Überhaupt kann es nicht gut zweifelhaft sein, daß die Cephalopoden den höchst entwickelten Typus der